蒜头果幼苗衰退过程中组织养分含量变化特征

陈秋平[1,2]，李云驹[3]，李悦[1,2]，薛瑞娟[1]，李爱荣[1*]

（1. 云南省野生资源植物研发重点实验室，中国科学院昆明植物研究所，昆明 650201；2. 中国科学院大学，北京 100049；3. 云南云天化现代农业发展有限公司，昆明 650699）

摘　要：在没有寄主植物存在的情况下，蒜头果幼苗长势随独立生长时间延长而逐渐衰退是一种普遍现象。解析蒜头果幼苗衰退过程中组织养分含量变化和分布特征，可为寻找评估蒜头果幼苗活力的方法提供理论参考和技术借鉴，并为育苗过程中合理施肥提供科学指导。该研究比较了独立生长半年、两年和三年的蒜头果植株各部分组织中 N、P、K 元素浓度变化，并用组织切片染色法定性评估了这些不同衰退程度幼苗的根和茎杆中淀粉分布和含量变化。结果表明，蒜头果幼苗在衰退过程中：（1）除侧根中 K 浓度逐渐升高外，其余器官中组织 N、P、K 浓度逐渐降低，叶片 N/P 比逐渐失衡，衰退程度不同的幼苗所受的养分胁迫类型存在差异，其中独立生长半年的蒜头果幼苗主要受 N 供应不足的限制（平均 N/P 比 11.33），两年后转为 P 限制（平均 N/P 比 17.81），三年后蒜头果幼苗叶片 N/P 比严重失衡（均值 52.46），活力极低，不适合用于造林；（2）植株淀粉含量水平逐渐降低，独立生长三年后蒜头果幼苗植株中淀粉消耗殆尽。幼苗茎根交界处、根顶膨大处、主根及侧根的淀粉含量水平在不同衰退程度的幼苗间差异均较显著，可以作为评估幼苗活力的重要参考，其中侧根可以作为微创法检测幼苗活力的理想取样部位。

关键词：根部半寄生植物，大量矿质元素，淀粉，组织切片染色，幼苗活力，珍稀特有植物研究

中图分类号：Q945.1　　　　**文献标识码：**A

Dynamics of tissue nutrient content in relation to declining seedling growth in *Malania oleifera*

CHEN Qiuping[1,2]，LI Yunju[3]，LI Yue[1,2]，XUE Ruijuan[1]，LI Airong[1*]

(1. *Department of Economic Plants and Biotechnology, Yunnan Key Laboratory for Wild Plant Resources, Kunming Institutes of Botany, Chinese Academy of Sciences,* Kunming 650201, China; 2. *University of Chinese Academy of Sciences,* Beijing 100049, China; 3. *Yunnan Yuntianhua Modern Agriculture Development Co., Ltd.,* Kunming 650699, China)

Abstract: The decline in seedling growth of *Malania oleifera* as the age increases is often observed in the absence of host plants. A better knowledge of nutrient dynamics in terms of

---

基金项目：国家自然科学基金（31971536）；中国科学院青年创新促进会优秀会员项目（2011276）；云南省万人计划青年拔尖人才项目（YNWR-QNBJ-2018-092）。

第一作者：陈秋平（1996-），硕士研究生，研究方向为根际生态与植物多样性保护（E-mail）chenqiuping@mail.kib.ac.cn。

***通信作者：**李爱荣，博士，研究员，主要从事根部半寄生植物的根际过程及其调控研究（E-mail）airongli@mail.kib.ac.cn。

concentration and distribution patterns in different parts of the declining seedlings can provide valuable information for evaluating seedling growth vigor and offer scientific guidance for rational fertilization in *M. oleifera* nurseries. In this study, the concentrations of N, P, and K were comparatively analyzed in various organs of unattached *M. oleifera* seedlings grown for half a year, two years, and three years. Additionally, the starch content and distribution patterns in the roots and stems of seedlings with different vigor levels were qualitatively assessed by staining cross-sections. The results were as follows: (1) As the growth vigor of *M. oleifera* seedlings declined, the concentrations of N, P, and K in most organs decreased, except for a significant increase in K concentration in lateral roots. The leaf N/P ratios of the declining seedlings became increasingly imbalanced, indicating different nutrient deficiency types among the seedlings with varying decline degrees. Unattached *M. oleifera* seedlings grown for half a year were primarily limited by insufficient N supply (with an average N/P ratio of 11.33) and subsequently by P limitation after two years (average N/P ratio 17.81). The leaf N/P ratio of unattached *M. oleifera* seedlings grown for three years was remarkably imbalanced (with an average value of 52.46). As the growth vigor of unattached three-year seedlings is considerably low, they are deemed unsuitable for afforestation. (2) A decrease in starch content was observed in declining seedlings, as evidenced by the reduced staining intensity of cross-sections. After three years, the starch content of unattached *M. oleifera* seedlings was found to have decreased to an extremely low level. Significant differences in starch content were observed at various locations, including the connecting point of the stems and roots, the basal swelling top of the root, the main root, and lateral roots, among seedlings with different degrees of decline. These findings suggest that starch content levels can serve as crucial criteria for evaluating the growth vigor of seedlings. Specifically, lateral roots were identified as optimal sampling materials for assessing seedling growth vigor through a minimally invasive method.

Key words: root hemiparasitic plant, macromineral elements, starch, staining of tissue sections, growth vigor of seedings, investigation of rare and endemic plants.

蒜头果（*Malania oleifera*）是铁青树科（Olacaceae）蒜头果属（*Malania*）的常绿乔木（李树刚，1980），是我国西南特有的珍贵油料植物（欧乞鍼，1981）和富含神经酸的珍稀资源植物（薛冰和邵志凌，2015），也是喀斯特地区生态恢复和石漠化治理的优良树种（吕仕洪等，2016；卯吉华等，2018）。在蒜头果的栽培造林过程中，将蒜头果种子在育苗圃播种，然后进行幼苗移栽是一种常用的造林模式。然而，由于蒜头果是一种根部半寄生植物（Li et al., 2019; 李勇鹏等，2019），其幼苗虽然有较多侧根，也具备一定的光合能力，但养分吸收水平和光合效率较低（李悦，2021）。在育苗圃没有寄主植物的条件下，随着独立生长时间的延长或受环境胁迫，蒜头果幼苗活力逐渐衰退（李悦，2021）。根据前期的栽培经验，生长严重衰退的蒜头果幼苗移栽后即使追施肥料或配植优良寄主也无法恢复正常生长，移栽成活率极低，从而造成重大经济和人力损失。如何在幼苗表现出明显的生长衰退现象之前，通过合理施肥改善幼苗长势，并在移栽前简便快捷地筛选壮苗，避免使用衰退幼苗造林导致土地资源、人力、物力等浪费，是蒜头果栽培造林过程中急需解决的一个难题。

养分是影响植物生长发育最重要的因素之一（Zhao et al., 2005; Yang et al., 2021; Zhang et al., 2021）。植株对营养元素的吸收效率和养分同化能力与植物生长发育紧密相关（De Graaf et al., 1998; Güsewell & Koerselman, 2002; Luo et al., 2021）。蒜头果种子硕大（郭方斌

等，2018），储存有丰富的营养物质（苏霁玲等，2021），可为种子萌发和幼苗建成初期提供必需的养分。在没有和寄主建立寄生关系之前，蒜头果幼苗的养分组成包括种子储存的养分以及自身吸收合成的养分两部分。由于从种子转移而来的养分含量是一定的，独立生长的蒜头果幼苗在生长一段时间后，组织养分含量变化主要受幼苗吸收合成养分总量与生长发育消耗量的影响。因此，对植株各部分器官进行养分含量测定可以判断蒜头果幼苗的养分收支情况，进而推断植株的活力水平和生长状态。通过比较独立生长时间长短不同的蒜头果植株各部分组织的养分含量变化，有助于了解蒜头果幼苗衰退过程中组织养分变化特征及养分限制类型，进而为制定科学的施肥管理措施及寻找准确评估蒜头果幼苗活力的方法提供理论参考和技术借鉴。

N、P、K 作为重要的大量矿质营养元素，在植物的多种生理和代谢过程中发挥重要作用（De Graaf et al., 1998; Lucassen et al., 2003; Zhao et al., 2005; Chen et al., 2020; Yang et al., 2021）。植物会根据环境变化和生长需求，动态调节营养元素在各器官间的分配，引起植物组织中 N、P、K 浓度发生相应变化（Sun et al., 2023）。了解这些元素在植物中的分配特征和变化规律，对于判断植物的养分生理状态及评估植株生长的养分限制水平和类型有重要意义（Tang et al., 2018; Sun et al., 2023）。先前研究多集中于对叶片或将地上部分作为整体进行分析，关于茎和根中养分浓度的变化研究较少（Heineman et al., 2016）。研究表明，茎和根中养分浓度对环境响应更为敏感（Tang et al., 2018）。由于植物对环境的响应是各器官共同响应的结果，综合分析不同器官中 N、P、K 浓度变化对于全面了解植物的养分生理状态十分必要（Kleyer & Minden, 2015）。根据我们前期的研究结果，N、P、K 供给水平变化会影响蒜头果幼苗组织中元素浓度，进而影响蒜头果幼苗的光合效率及长势（李悦，2021）。然而，蒜头果幼苗衰退过程中这三种矿质元素在不同器官中的分配特征及浓度变化仍是待解之谜。解析蒜头果幼苗衰退过程中 N、P、K 的变化特征，特别是叶片 N/P 比这一指示植株生长养分限制类型的指标变化（Koerselman & Meuleman, 1996），将有助于科学指导蒜头果育苗过程中及时合理施肥以减缓幼苗衰退，并为解析蒜头果应对养分胁迫的响应机制奠定基础。

淀粉是植物重要的储能碳水化合物，其在植物体内的分布和含量直接影响植物应对生物及非生物胁迫的能力（Sauter, 1988; Meletiou-Christou et al., 1992; Johansson, 1993; Zhou et al., 2020）。茎和根中丰富的淀粉储备通常能使植物更好地抵御环境胁迫（Sala et al., 2010; Villar-Salvador et al., 2015）。相对于淀粉在正常绿色植物响应环境胁迫中作用和变化规律的大量探讨，其在根部半寄生植物响应环境胁迫中的作用和含量变化研究非常有限（张晓明，2015；Zhou et al., 2020）。对于根部半寄生植物而言，在与寄主建立寄生关系之前，随着种子储藏的营养物质的消耗，养分胁迫强度也逐渐增加。从这一角度来讲，独立生长对于根部半寄生植物而言是一种严重的胁迫条件。仅有的少量研究显示，淀粉含量变化受苗龄及寄生状态强烈影响（张晓明，2015；Zhou et al., 2020）。根和茎部储存的淀粉在根部半寄生植物檀香的独立生长阶段发挥着重要作用，可为幼苗提供生长发育及寄生性器官（吸器）发生与分化所需的能量；在没有寄主植物或将寄主移除的条件下，檀香幼苗茎和根中淀粉含量随独立生长时间的延长而降低（Zhou et al., 2020）。尽管蒜头果幼苗组织内含有丰富的淀粉（赖家业，2006），但尚未有人关注蒜头果幼苗衰退过程中不同部位组织中淀粉含量的变化特征。相较于其它需要借助专业分析仪器才能测定的养分指标，淀粉含量水平的检测比较便捷，可以在较短时间内通过组织切片染色的方法快速评估，相关方法更易于在生产中推广应用。掌握蒜头果幼苗在衰退过程中淀粉含量变化及空间分布规律，将有助于根据不同部位淀粉含量水平的变化特征，探索一种快捷评估蒜头果幼苗活力的方法，为高效筛选优质造林用苗奠定理论和技术基础。

本研究以独立生长时间长度不同（表现为活力衰退水平不同）的蒜头果幼苗为研究材料，采用消解法定量测定叶片、茎杆、主根和侧根中的 N、P、K 元素浓度，并用组织切片染色法定性评估不同衰退程度幼苗根和茎杆中淀粉分布及含量变化，以探讨以下问题：（1）蒜头果幼苗在衰退过程中不同器官的 N、P 和 K 含量变化有何特征；（2）不同衰退程度的蒜头果幼苗所受的养分限制类型有无差异；（3）蒜头果幼苗在衰退过程中淀粉含量及其在不同部位的分配有何规律性变化。本研究结果将为蒜头果育苗过程中的合理施肥及筛选壮苗提供理论参考。

1 材料与方法

1.1 材料

试验用苗为温室种植的蒜头果实生苗。种子采自云南省文山州广南县，去除外果皮和中果皮后播种于穴盘内（长×宽×高= 46 cm × 46 cm × 11 cm），在昆明植物研究所玻璃温室（25°08′22″ E、102°44′23″ N，海拔 1 990 m）培养。为方便取根观察并控制养分供给，栽培基质采用珍珠岩。种子萌发出土后每周按照盆土体积的 1%施加 1 次 Long Ashton 标准营养液，按需浇水。试验用幼苗分别在没有寄主植物的条件下独立生长了半年、两年和三年，在植株形态上有明显差异（图 1）。半年生苗长势旺盛，侧根较多，发新根能力最强，在前期试验中移栽到肥沃土壤中半年后平均成活率为 86.70%，单位土体内的新根密度平均为 1.04 mg·cm^{-3}；两年生苗长势良好，侧根发达，具备一定的发新根能力，移栽到肥沃土壤中半年后平均成活率为 83.30%，单位土体内的新根密度平均为 0.58 mg·cm^{-3}；三年生苗有部分植株开始出现叶片变黄等明显的生长衰退现象，侧根数量少，较难发新根，即便移栽到肥沃土壤中，半年后平均成活率仅为 13.70%，极少发出新根。



图 1 试验用蒜头果幼苗的形态特征

Fig. 1 Morphological characteristic of *Malania oleifera* seedlings grown in the absence of a host plant for half a year, two years, and three years

1.2 样品采集和处理

1.2.1 蒜头果幼苗衰退过程中各部位 N、P、K 元素浓度测定

从 3 种不同生长状态的蒜头果幼苗（半年生苗、两年生苗和三年生苗）中各随机选择 5 个植株，分别将每个植株的叶片、茎杆、主根及侧根分开采集并装入纸袋。将采集的材料在 75 ℃烘箱中烘干 24 h 后，使用全自动样品快速研磨仪（型号：JXFSTPRP-24）研磨制样，分别使用凯氏定氮仪（型号：BUCHI K-360）、电感耦合等离子体发射光谱仪（型号：PerkinElmer Avio 200）、连续光源原子吸收光谱仪（型号：Jena contrAA300）测定各样品的 N、P、K 浓度。各植株的叶片 N/P 比根据叶片中 N 和 P 的浓度计算得出。

1.2.2 蒜头果幼苗衰退过程中茎杆和根部淀粉含量水平的组织切片染色观察

从 3 种不同生长状态的蒜头果幼苗（半年生苗、两年生苗和三年生苗）中各随机选择 5 个植株，分别在每个植株的茎中部、茎根交界处、根顶端膨大处、主根中段及距离主根 1 cm 处的侧根，取 0.5~1 cm 长的材料进行切片。将取得的材料在清水中冲洗干净，用便携式滑动切片机对材料进行横切，制成厚度为 10 μm 的切片。将切片放在碘-碘化钾染液（将 24 g 碘化钾溶于 15 mL 蒸馏水，然后加入 1 g 碘，溶解后用蒸馏水定容至 300 mL）中染色

30 min，随后于蒸馏水中洗涤脱色 1 min，再将切片置于甘油中，用体式显微镜（型号：OlympusSZX7，产地：日本）在 56X 的放大倍数下观察。淀粉会被染成蓝黑色，故此可根据材料中被染成蓝黑色的深浅程度和着色面积，评估淀粉含量水平。

1.3 数据统计分析

使用 SPSS Statistics 26 对蒜头果幼苗中 3 种矿质元素浓度数据进行分析，采用双因素方差分析法（two-way ANOVA）分析独立生长时间长短不同的蒜头果幼苗各器官间 N、P、K 元素浓度的差异，并利用绘图软件 GraphPad Prism 8 制图。

2 结果与分析

2.1 不同组织中 N、P、K 元素浓度及叶片 N/P 比变化特征

整体来看，蒜头果幼苗组织中 N、P 和 K 浓度受独立生长时间长短及取样部位两方面的影响（表 1），3 种矿质元素浓度在地上部分（叶片和茎杆）组织中的含量均随幼苗衰退程度的增加而明显下降，但在根中则表现出明显不同的趋势（图 2）。

幼苗独立生长时间的长短和植株部位对组织 N 浓度的影响没有表现出明显的交互效应（表 1）。幼苗独立生长时间的长短对组织 N 浓度影响极为显著（F=17.598，P<0.001），随着独立生长时间的延长，蒜头果植株各部分的组织 N 浓度均呈下降趋势。相对于独立生长半年的幼苗，独立生长三年的蒜头果幼苗各部分的组织 N 浓度均显著降低。植株不同部位间的组织 N 浓度也有显著差异（F=7.052，P=0.001），叶片和茎杆的组织 N 浓度总体低于主根和侧根（图 2：A）。

在对蒜头果幼苗组织 P 浓度的影响方面，幼苗独立生长时间的长短与植株部位之间表现出强烈的交互效应（表 1；F=9.477，P<0.001）。幼苗独立生长时间的长短对组织 P 浓度影响（F=361.313，P<0.001）较植株部位的影响（F=34.798，P<0.001）更为显著。随着独立生长时间的延长，蒜头果植株各部分的组织 P 浓度均急剧下降（图 2：B），这在根中表现尤为明显。相对于独立生长半年的幼苗，独立生长两年的蒜头果幼苗各部分的组织 P 浓度均降低了 50%以上，独立生长三年的蒜头果幼苗各部分组织 P 浓度进一步大幅度降低。整体来说，叶片和茎杆的组织 P 浓度明显低于主根和侧根。

植株 N/P 比受蒜头果独立生长时间长短的强烈影响，但不同部位的 N/P 比差异不明显（表 1）。从叶片 N、P 浓度变化来看，独立生长时间长短对叶片 N 浓度的影响程度较为温和（图 2：A），而对叶片 P 浓度的影响非常强烈（图 2：B），导致不同苗龄的蒜头果幼苗叶片 N/P 比差异巨大。独立生长半年的蒜头果幼苗叶片 N 和 P 的平均浓度分别为 20.69 $mg \cdot g^{-1}$ 和 1.86 $mg \cdot g^{-1}$，叶片 N/P 比平均值为 11.33；独立生长两年后幼苗叶片 N 和 P 的平均浓度分别为 17.55 $mg \cdot g^{-1}$ 和 0.99 $mg \cdot g^{-1}$，叶片 N/P 比平均值升至 17.81；三年后幼苗叶片 N 和 P 的平均浓度分别为 9.22 $mg \cdot g^{-1}$ 和 0.28 $mg \cdot g^{-1}$，叶片 N/P 比平均值剧增至 52.46。

蒜头果幼苗衰退过程中组织 K 浓度的变化表现出与 N 和 P 均不同的趋势。幼苗独立生长时间的长短与植株部位对组织 K 浓度表现出强烈的交互效应（表 1；F=14.057，P<0.001）。不同植株部位对组织 K 浓度影响（F=17.755，P<0.001）较幼苗独立生长时间长短的影响（F=7.142，P=0.002）略为强烈。随着独立生长时间的延长，蒜头果幼苗叶片和茎杆的组织 K 浓度明显下降（图 2：C），但在主根中没有变化，在侧根中甚至有升高趋势。对于独立生长半年的蒜头果幼苗，叶片和茎杆的组织 K 浓度明显高于主根和侧根，但随着独立生长时间的增加，主根和侧根中的 K 浓度逐渐超过叶片和茎杆，独立生长三年的幼苗中侧根 K 浓度是叶片和茎杆中的 3~5 倍，约为主根 K 浓度的 2 倍。

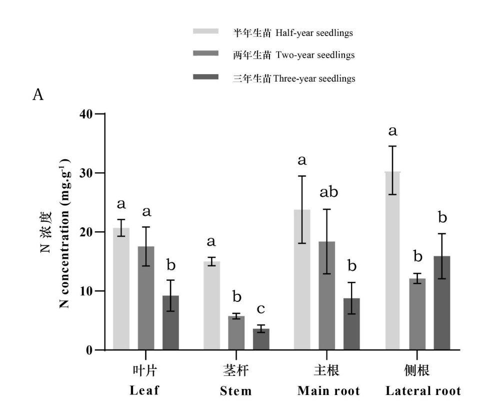
表 1 苗龄和植株部位对蒜头果幼苗三种矿质元素浓度的影响双因素方差分析结果

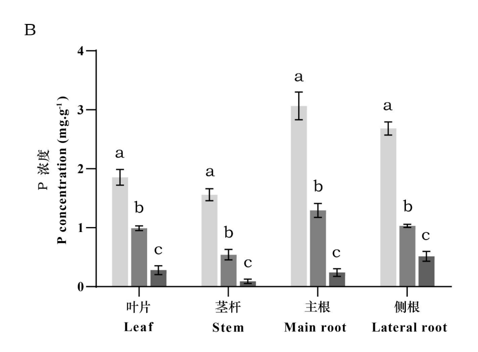
Table 1 Summary of two-way factorial ANOVA testing effects of seedling age and plant part on concentrations of three mineral elements in *Malania oleifera* seedlings

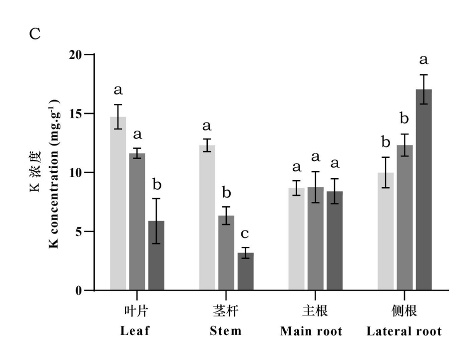
因素 Factor	N 浓度 N concentration (mg·g^{-1})		P 浓度 P concentration (mg·g^{-1})		K 浓度 K concentration (mg·g^{-1})		N/P ratio	
	F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
苗龄（独立生长时间） Seedling age (Independent growth time)	17.598	**<0.001**	361.313	**<0.001**	7.142	**0.002**	7.187	**0.002**
植株部位 Plant part	7.052	**0.001**	34.798	**<0.001**	17.755	**<0.001**	0.117	0.950
苗龄*植株部位 Seedling age * Plant part	1.411	0.230	9.477	**<0.001**	14.057	**<0.001**	0.128	0.992

注：黑色加粗字体表示有显著影响。

Note: Values indicating significant effects are given in bold.







图中数据为 5 个重复的均值±标准误。同一植株部位的柱状图中不同字母表示独立生长时间长度不同的幼苗间在该部位的该矿质元素浓度存在显著差异（P<0.05）。

Data are presented as means ± SE of five replicates. Different letters above bars of the same plant part indicate significant differences in element concentration between different seedling ages (P<0.05).

图 2 蒜头果幼苗不同部位组织中 N、P 和 K 浓度

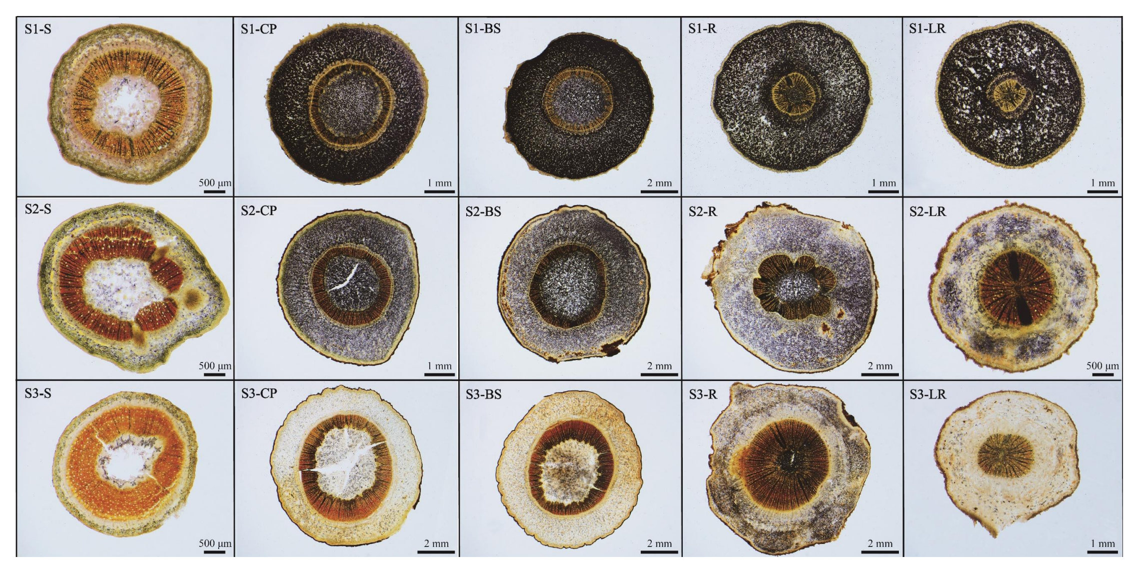
Fig.2 The concentrations of N, P, and K in different parts of *Malania oleifera* seedlings

2.2 植株体内淀粉含量变化特征

从组织切片染色结果来看，蒜头果幼苗衰退过程中植株淀粉含量呈逐渐降低的趋势（图 3）。半年生蒜头果幼苗淀粉含量最高，其次为两年生的幼苗，三年生蒜头果幼苗中所含淀粉极为有限。

蒜头果幼苗的淀粉主要贮藏在膨大的茎基部和肉质的根系中，皮层、韧皮射线、木射线和髓的薄壁细胞中均含有大量淀粉（图 3）。幼苗茎中的淀粉含量普遍较低，各供试幼苗之间茎部淀粉含量水平差异不明显；其他几个取样部位的淀粉含量在不同活力幼苗间差异均较为明显，且随着幼苗活力的降低而降低。独立生长半年的蒜头果幼苗茎根交界处、根顶膨大处、主根及侧根皮层着蓝黑色程度最深，提示其淀粉含量水平在所有供试幼苗中最高；独立生长两年后，蒜头果幼苗茎根交界处、根顶膨大处、主根及侧根皮层中着色均较

半年生幼苗的浅，表明此时幼苗的淀粉含量已明显降低；独立生长三年后，蒜头果幼苗茎根交界处、根顶膨大处及侧根皮层中均无明显着色或着色很浅，主根皮层中着色也很浅，表明此时幼苗中的淀粉含量极低。



S1. 半年生苗；**S2**. 两年生苗；**S3**. 三年生苗。**S**. 茎中段横切面；**CP**. 茎根交界处横切面；**BS**. 根顶膨大处横切面；**R**. 主根中部横切面；**LR**. 侧根上距离主根 1cm 的部位横切面。

S1. Half-year seedlings; **S2**. Two-year seedlings; **S3**. Three-year seedlings. **S**. Cross-sections from the middle part of the stem; **CP**. Cross-sections from the connecting point of the stem and root; **BS**. Cross-sections from the basal swelling part of the root; **R**. Cross-sections from middle parts of the main root; **LR**. Cross-sections of a lateral root 1 cm away from the main root.

图 3 蒜头果幼苗不同部位横切面的淀粉含量与分布特征

Fig.3 Starch content and distribution characteristics of cross-sections from different parts of *Malania oleifera* seedlings

3 讨论与结论

3.1 幼苗衰退与 N、P、K 含量变化

组织元素浓度测定结果表明，随着蒜头果幼苗独立生长时间的增加，地上部分组织中 N、P、K 浓度逐渐降低。半年生蒜头果幼苗各部分器官的 N、P、K 浓度最高，叶片中 N 和 P 的平均浓度分别为 20.69 $mg\cdot g^{-1}$ 和 1.86 $mg\cdot g^{-1}$，高于中国 753 种陆生植物叶片 N、P 浓度的几何平均值（18.6 $mg\cdot g^{-1}$ 和 1.21 $mg\cdot g^{-1}$）（Han et al., 2005）。相比之下，三年生蒜头果幼苗叶片 N 和 P 浓度仅为 9.22 $mg\cdot g^{-1}$ 和 0.28 $mg\cdot g^{-1}$。由于植物生物量增加对养分浓度具有稀释作用，养分浓度随幼苗生长时间延长而逐渐降低的现象在正常绿色植物中十分普遍（Greenwood et al., 2008; Tang et al., 2018）。从这个角度来讲，在正常绿色植物中，组织养分浓度在一定范围内的降低并不一定代表养分供应受到限制。然而，对于蒜头果而言，在没有与寄主建立寄生关系的条件下，植株生长缓慢，生物量对养分浓度的稀释效应有限。我们推测其组织养分浓度的大幅度降低主要缘于其自身根系吸收能力和光合作用水平都十分有限，随着种子储存的养分逐渐耗竭，幼苗养分吸收和同化水平远低于生命活动的消耗。在这些幼苗当中，N、P、K 浓度降低指示幼苗生长已经受到养分限制。这一推测在不同类型幼苗的叶片 N/P 比中得到了验证。

叶片 N/P 比在一定程度上反映植株的养分受限状态，当叶片 N/P 比小于 14 时通常表明植株生长受到 N 限制，而 N/P 比大于 16 则提示植株生长受到 P 缺乏的限制（Koerselman & Meuleman, 1996）。尽管蒜头果幼苗独立生长半年后植株生长旺盛，具有较强的发新根能力，但从叶片 N/P 比（平均值为 11.33）来看，这些幼苗的生长可能已经受到 N 供应不足的限制。这与李悦（2021）前期试验中对独立生长的半年生蒜头果幼苗增施 N 肥能明显促进植株生长，而增施 P、K 肥效果不明显的结论相一致。对于独立生长两年的蒜头果幼苗来说，

其叶片 N/P 比平均值为 17.81，提示这些幼苗生长受到 P 缺乏的限制。在李悦（2021）的盆栽试验中，较大苗龄的蒜头果幼苗对增施 P 肥表现出明显的生长响应，说明这个阶段的幼苗尚可通过增施 P 肥或配植合适的寄主植物来改善幼苗生长状态。然而，对于独立生长三年的蒜头果幼苗来说，其叶片 N/P 比平均值为 52.46，养分胁迫极为严重，N/P 比已经严重失衡。这类严重衰退的幼苗移栽后几乎不发新根，即使施加肥料或配置优良寄主也无法恢复正常生长，移栽成活率极低。因此，在大规模育苗过程中为了减少进一步的资源浪费，这类严重衰退的幼苗已经不适合移栽。综上所述，在蒜头果独立生长的过程中，随着生长时间的延长，会出现不同程度的矿质元素养分胁迫。因此，在蒜头果育苗过程中需要尽早增加矿质元素的补给，或配植合理寄主植物，以延缓或避免蒜头果幼苗出现严重的衰退现象。

蒜头果幼苗 N、P、K 浓度在各个器官间的分配模式与正常绿色植物存在较大差异。通常情况下，植物会把养分优先分配给叶片，以提高光合效率、促进生物量积累，所以在大多数植物中，叶片养分浓度通常远高于茎杆和根中的浓度（Tang et al., 2018）。然而，在本试验独立生长的蒜头果幼苗中，叶片 N 和 P 浓度与茎杆的接近，但明显低于主根及侧根的 N、P 浓度；而 K 浓度则在不同衰退程度的幼苗中表现出截然相反的趋势。这可能与根部半寄生植物特有的生存策略及生理特性密切相关。与正常绿色植物优先积累生物量、保持资源竞争优势的生存策略不同，根部半寄生植物在苗期通常有一个地上部分生长极为缓慢的阶段（Li et al., 2012; Cardona-Medina & Muriel Ruiz, 2015; Li et al., 2019），以保障足够的时间与寄主建立寄生关系，避免在成功建立寄生关系之前消耗过多养分。这在一定程度上解释了蒜头果幼苗在各器官间较为保守的 N、P 分配模式。另一方面，根部半寄生植物通常具有较高的蒸腾速率以保持从寄主获取养分的驱动力（Press et al., 1999），而较高的叶片 K 浓度是植物提升蒸腾速率的一种有效途径（Li et al., 2021）。由此看来，蒜头果叶片中较高的 K 浓度是根部半寄生植物特有的生理适应策略。然而，K 浓度在严重衰退的蒜头果幼苗侧根中显著增加的生物学意义尚待研究。

3.2 幼苗衰退与组织淀粉含量变化

植物储存在茎和根组织的淀粉在植株碳同化能力变差甚至是丧失后能维持植株的生长，在植物抵御环境胁迫过程中发挥重要作用（Johansson, 1993; Bollmark et al., 1999; Dietze et al., 2014; Li et al., 2018）。根部半寄生植物檀香的幼苗淀粉含量与其生长发育紧密相关，当植株中淀粉含量低于一定水平时会导致幼苗死亡（张晓明，2015；Zhou et al., 2020）。本研究也发现，蒜头果植株的淀粉含量水平与植株衰退程度紧密相关，活力较好的幼苗中有充足的淀粉储备，而活力严重衰退的幼苗中淀粉含量十分有限。蒜头果种子颗粒大，富含多种营养成分（薛冰和邵志凌，2015；李悦，2021）。在半年生幼苗膨大的茎基部和肉质根中观察到大量淀粉颗粒，我们推测蒜头果种子萌发后，种子中丰富的淀粉转移到幼苗膨大的茎基部和根系中，以支持幼苗早期快速生长。植物通常会优先使用新的碳，当植物受到胁迫或需求过大时才使用储备的碳（Dietze et al., 2014）。随着苗龄增大，独立生长的蒜头果幼苗因自身根系吸收能力有限，N、P 胁迫逐渐加剧，导致植株逐渐衰退，茎和根的淀粉含量也逐渐下降，说明这个过程中蒜头果新合成的碳已经无法满足生长需求，只能重新动员储备淀粉以维持植株生长。研究表明，缺 N 和缺 P 降低植物的净光合速率，阻碍碳同化过程（Zhao et al., 2005）。当蒜头果受到 N 胁迫时，其叶片的净光合速率显著下降（李悦，2021）。李双喜等（2015）在针对根部半寄生植物檀香的施肥试验中也发现，缺氮处理中檀香幼苗叶片叶绿素含量显著下降。我们的研究结果表明，在 N、P 胁迫下，植株中淀粉储备水平与蒜头果幼苗的生长状态密切相关，充足的淀粉储备使幼苗茁壮生长，而淀粉含量的下降则伴随着幼苗的衰退死亡。

鉴于淀粉含量水平与蒜头果幼苗受矿质养分胁迫的程度及植株活力水平密切相关，且淀粉含量水平的评估简便易行，在蒜头果大规模育苗造林过程中，通过对幼苗进行简易的组织切片染色观察即可快速判断植株的淀粉含量状况，进而判断植株的衰退程度，可作为一种快速检测蒜头果幼苗活力的方法进行深入探讨。根据本研究的观察结果，蒜头果幼苗茎中的淀粉含量普遍较低，各供试幼苗之间茎部淀粉含量差异不明显，故此不适合作为活力检测的取样部位；茎根交界处、根顶膨大处、主根及侧根的淀粉含量在不同活力幼苗间差异均较为明显，且随着幼苗活力的降低而降低，可以作为区分幼苗活力的取样检测部位。

然而，考虑到不同取样部位对幼苗的伤害程度不同，在茎根交界处、根顶膨大处、主根处对幼苗进行横切造成的伤害比较致命（剪除地上部分），而仅取侧根后幼苗相对完整，仍可继续用于造林。并且从着色差异程度和检测灵敏度来看，不同活力水平幼苗侧根皮层的着色程度差异更为明显，检测灵敏度高于其它部位。故此，选取侧根作为检测部位是一种微创的取样策略。后续需要对组织切片厚度、染色和脱色时间等进行深入研究和优化，以期探讨一种快速微创检测蒜头果幼苗活力的方法。

致谢：感谢云南云天化现代农业发展有限公司的余浪先生在三种大量元素组织含量测定中提供的帮助，感谢云南农业大学的赵艳琼女士帮忙研磨样品。

参考文献：

BOLLMARK L, SENNERBY-FORSSE L, ERICSSON T, 1999. Seasonal dynamics and effects of nitrogen supply rate on nitrogen and carbohydrate reserves in cutting-derived *Salix viminalis* plants [J]. Can J Forest Res, 29(1): 85-94.

CARDONA-MEDINA E, MURIEL RUIZ SB, 2015. Seed germination and plant development in*Escobedia grandiflora* (Orobanchaceae): evidence of obligate hemiparasitism? [J]. Acta biol Colomb, 20(3):133-140.

CHEN L, ZHU Z, GUO Q, et al., 2020. Growth response of *Monochasma savatieri* to nitrogen, phosphorus, and potassium in the absence of a host plant: essential demand for nutrients of root hemiparasitic plants [J]. J Plant Nutr, 43(3): 444-455.

DE GRAAF MC, BOBBINK R, ROELOFS JG, et al., 1998. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species [J]. Plant Ecol, 135(2): 185-196.

DIETZE MC, SALA A, CARBONE MS, et al., 2014. Nonstructural carbon in woody plants [J]. Annu Rev Plant Biol, 65: 667-687.

GREENWOOD DJ, KARPINETS TV, ZHANG KF, et al., 2008. A unifying concept for the dependence of whole-crop N : P ratio on biomass: theory and experiment [J]. Ann Bot, 102(6): 967-977.

GUO FB, WANG SH, WANG J, et al., 2001. Fruit yield and characters of wild *Malania oleifera*, a rare plant species in southwest China [J]. Guihaia, 38(1): 57-64. [郭方斌，王四海，王娟，等，2018. 珍稀植物蒜头果野生植株结实量及果实特征研究[J]. 广西植物，38(1)：57-64.]

GÜSEWELL S, KOERSELMAN W, 2002. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants [J]. Perspect Plant Ecol Evol Syst, 5(1): 37-61.

HAN W, FANG J, GUO D, et al., 2005. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China [J]. New Phytol, 168(2): 377-385.

HEINEMAN KD, TURNER BL, DALLING JW, 2016. Variation in wood nutrients along a tropical soil fertility gradient [J]. New Phytol, 211(2): 440-454.

JOHANSSON T, 1993. Seasonal changes in contents of root starch and soluble carbohydrates in 4-6 year old *Betula pubescens* and *Populus tremula* [J]. Scand J For Res, 8(1): 94-106.

KLEYER M, MINDEN V, 2015. Why functional ecology should consider all plant organs: an allocation-based perspective [J]. Basic Appl Ecol, 16(1): 1-9.

KOERSELMAN W, MEULEMAN AFM, 1996. The vegetation N : P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation [J]. J Appl Ecol, 33: 1441–1450.

LAI JY, 2006. Study on conservation biology of rare and precious plant *Malania oleifera* [D]. Chengdu: Sichuan University: 42-43 [赖家业，2006. 珍稀植物蒜头果保护生物学研究[D]. 成都：四川大学：42-43.]

LI AR, MAO P, LI YJ, 2019. Root hemiparasitism in *Malania oleifera* (Olacaceae), a neglected aspect in research of the highly valued tree species [J]. Plant Divers, 41(5): 347-351.

LI AR, SMITH FA, SMITH SE, et al., 2012. Two sympatric root-hemiparasitic *Pedicularis* species differ in host dependency and selectivity under phosphorus limitation [J]. Func Plant Biol, 39(9): 784-794.

LI MH, JIANG Y, WANG A, et al., 2018. Active summer carbon storage for winter persistence in trees at the cold alpine treeline [J]. Tree Physiol, 38(9): 1345-1355.

LI X, HE N, XU L, et al., 2021. Spatial variation in leaf potassium concentrations and its role in plant adaptation strategies [J]. Ecol Ind, 130: 108063.

LI YP, JING YB, MAO JH, et al., 2019. Root hemiparasitic characteristics of *Malania oleifera* [J]. J W Chin For Sci, 48(4): 1-6. [李勇鹏，景跃波，卯吉华，等，2019. 蒜头果半寄生特性

研究[J]．西部林业科学，48(4)：1-6.]
LI SG, 1980. *Malania*, a new genus of oil yielding plant [J]. Bull Bot Lab NE For Inst, 1(6): 67-72. [李树刚，1980．油料植物一新属—蒜头果属[J]．东北林学院植物研究室汇刊，1(6)：67-72.]
LI SX, YANG ZJ, XU DP, et al., 2015. Effects of nitrogen application rate on growth and nutrient accumulation of *Santalum album* L. seedlings [J]. J Plant Nutr Fert Sci, 21(3): 807-814. [李双喜，杨曾奖，徐大平，等，2015．施氮量对檀香幼苗生长及养分积累的影响[J]．植物营养与肥料学报，21(3)：807-814.]
LI Y, 2021. Effect of nutrient and host selection on seedling growth of a rare resource tree *Malania oleifera* [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences: 24-81 [李悦，2021．养分和寄主选择在珍稀资源树种蒜头果育苗中的探索应用[D]．北京：中国科学院大学：24-81.]
LUCASSEN E, BOBBINK R, SMOLDERS AJ, et al., 2003. Interactive effects of low pH and high ammonium levels responsible for the decline of *Cirsium dissectum* (L.) Hill [J]. Plant Ecol, 165(1): 45-52.
LUO Y, PENG Q, LI K, et al., 2021. Patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry among leaf, stem and root of desert plants and responses to climate and soil factors in Xinjiang, China [J]. CATENA, 199: 105100.
LÜ SH, HUANG PZ, LU SH, et al., 2016. Effects of shrub-grass on direct seeding of *Cyclobalanopsis glauca* and *Malania oleifera* in rocky decertification mountains in southwest Guangxi [J]. Plant Sci J, 34(1): 38-46. [吕仕洪，黄甫昭，陆树华，等，2016．桂西南石漠化山区灌草丛对青冈和蒜头果直播造林的影响[J]．植物科学学报，34(1)：38-46.]
MAO JH, JIA DS, CHEN F, et al., 2018. Hypocotyle grafting techniques of rare and endangered plant *Malania oleifera* [J]. J W Chin For Sci, 47(5): 39-45. [卯吉华，贾代顺，陈福，等，2018．珍稀濒危植物蒜头果芽苗砧嫁接技术体系研究[J]．西部林业科学，47(5)：39-45.]
MELETIOU-CHRISTOU MS, RHIZOPOULOU S, DIAMANTOGLOU S, 1992. Seasonal changes in carbohydrates, lipids and fatty acids of two mediterranean dimorphic phrygana species [J]. Biochem Physiol Pflanz, 188(4): 247-259.
OU QZ, 1981. A new presence of an important fatty acid (CIS-TETRACOS-15-ENOIC) *Malania oleifera* oil [J]. Acta Bot Yunnan, 3(2): 181-184. [欧乞鍼，1981．一个重要脂肪酸 CIS-TETRACOS-15-ENOIC 的新存在—蒜头果油[J]．云南植物研究，3(2)：181-184.]
PRESS MC, SCHOLES JD, WATLING JR, 1999. Parasitic plants: physiological and ecological interactions with their hosts [M]. BARKER MG. Oxford: The British Ecological Society and Blackwell Science: 175-197.
SALA A, PIPER F, HOCH G, 2010. Physiological mechanisms of drought-induced tree mortality are far from being resolved [J]. New Phytol, 186(2): 274-281.
SAUTER JJ, 1988. Temperature-induced changes in starch and sugars in the stem of *Populus × canadensis-robusta* [J]. J Plant Physiol, 132(5): 608-612.
SU JL, LIN X, YANG BQ, et al., 2021. Nutritional components of *Malania oleifera* seed kernel [J]. Chin Oils Fats, 46(12): 108-111. [苏霁玲，林昕，杨宝钦，等，2021．蒜头果种仁的营养成分分析[J]．中国油脂，46(12)：108-111.]
SUN XB, LI DJ, LU XT, et al., 2023. Widespread controls of leaf nutrient resorption by nutrient limitation and stoichiometry [J]. Func Ecol, 37(6): 1653-1662.
TANG ZY, XU WT, ZHOU GY, et al., 2018. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems [J]. PNAS, 115(16): 4033-4038.
VILLAR-SALVADOR P, USCOLA M, JACOBS DF, 2015. The role of stored carbohydrates and nitrogen in the growth and stress tolerance of planted forest trees [J]. New For, 46(5-6): 813-839.
XUE B, SHAO ZL, 2015. Analysis and research on the characteristic index and fatty acid composition of the Yunnan *Malania oleifera* Chun oil [J]. Grain Storage, 44(1): 44-45. [薛冰，邵志凌，2015．云南蒜头果油的特征指标及脂肪酸组成研究分析[J]．粮食储藏，44(1)：44-45.]

YANG ZJ, WU XH, CHEN LH, et al., 2021. Fertilization regulates accumulation and allocation of biomass and nutrients in *Phoebe bournei* seedlings [J]. Agriculture, 11 (12): 1187.
ZHANG X, GUO D, BLENNOW A, et al., 2021. Mineral nutrients and crop starch quality [J]. Trends Food Sci Tech, 114: 148-157.
ZHANG XM, 2015. The study on the adaptability of *Thesium chinensis* in the lower region of Yangtze River [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University: 60-63. [张晓明，2015. 半寄生植物百蕊草在长江下游地区适应特性研究[D]. 南京：南京农业大学：60-63.]
ZHAO D, REDDY KR, KAKANI VG, et al., 2005. Nitrogen deficiency effects on plant growth, leaf photosynthesis, and hyperspectral reflectance properties of sorghum [J]. Eur J Agron, 22(4): 391-403.
ZHOU XR, ZHANG NN, ZHAO YM, et al., 2020. Distribution dynamics and roles of starch in non-photosynthetic vegetative organs of *Santalum album* Linn., a hemiparasitic tree [J]. Front Plant Sci, 11: 532-537.